

In die nahe Verwandtschaft von *Asphondylia* (cfr. Kieffer's Synopse) gehört *Poomyia* sicher nicht, sondern zu den Dasyneurinen, mit welchen sie wegen der Bildung der Genitalien, der Fühler, der Mundwerkzeuge, der Krallen und des ganzen Habitus nahe verwandt ist.

Stellt man aber diese Gattung zu den Dasyneurinen, so kann man *Mayetiola ventricola* nur allein der einfachen Krallen wegen nicht von ihnen trennen, da in fast allen andern Merkmalen *Mayetiola ventricola* mit *Poomyia* übereinstimmt.

Der *Mayetiola ventricola* folgt aber die ganze Gesellschaft, die man bisher als *Oligotropharia* abgesondert hat. Diese Rückwanderung von *Oligotrophus* und Verwandtschaft wird um so mehr notwendig, als auch diejenigen Arten, die man heute zu *Oligotrophus* rechnet, durchaus nicht alle einfache Krallen besitzen; zu diesen gehört z. B. *O. taxi* Juchb. Kieffer hat diese Art zu *Oligotrophus* gestellt (Suite à la synopse p. 17), also offenbar nicht bemerkt, dass diese Art deutlich geteilte Krallen besitzt.

Ich habe die Mücke 1897 kennen gelernt, als ich sie aus Gallen, die ich in Westpreussen gesammelt hatte, züchtete. In meinem Berichte über meine Reise in die Tucheler Heide (Schriften der Naturf. Ges. in Danzig Bd. X. Nr. I. 1901. p. 93 [p. 15 des Separatabzuges]) habe ich dann bereits darauf hingewiesen, dass das Tier zweizählige Krallen besitze. Das Tier hat also die Merkmale von *Dryomyia* Kftr., eine Gattung, welche Kieffer der geteilten Krallen wegen zu den Dasyneurinen stellt, während er *Oligotrophus* der einfachen Krallen wegen davon trennt. Dieses Beispiel wird genügen um zu zeigen, wie nahe verwandt *Oligotrophus* tatsächlich mit *Dasyneura* ist. Man würde also Arten wie *taxi* Juchb. von ihrer Verwandtschaft trennen, wenn man für Arten mit einfachen Krallen eine besondere Gruppe bilden wollte.

(Fortsetzung folgt.)

Phylogenie und System der Borkenkäfer.

Von Prof. Dr. Otto Nüsslin, Karlsruhe.

(Mit Abbildungen.)

(Fortsetzung aus Heft 4.)

14. Biologische Merkmale und ihre Bedeutung für die natürliche Systematik der Borkenkäfer.

Es ist eine Erfahrung für alle Tiergruppen, dass diejenigen Merkmale, welche durch Anpassung an die Lebensweise entstanden sind, im allgemeinen um so minderwertiger für die Aufklärung der Verwandtschaft sind, je jünger die Anpassung aufgetreten ist und je enger die entsprechenden Lebensbedingungen sind.

Einen schlagenden Beweis für die Minderwertigkeit sogenannter physiologischer Merkmale liefern der Darmtraktus und

Tiere die Genitalien wesentlich anders aussehen als bei *annulipes*. Der farblose Penis und die untere Lamelle sind annähernd so lang wie das langgestreckte Zangenbasalglied, also auffallend länger als die beiden oberen Lamellen. Die untere Lamelle ist dunkelgelb, hornig, bis zur Basis längsgeteilt und hier nach dem Penis zu, und sich an die Basis desselben anlehnend, mit einem dicht behaarten Wulste versehen. Das Zangenbasalglied ist stark verlängert, c. 3 mal so lang als das Klauenglied. Alle diese Merkmale besitzt *annulipes* nicht, so dass für diese Art nunmehr eine neue Gattung *Hartigiola* eingerichtet werden muss.

die Mundteile der sogenannten Holzbrüter, speziell der beiden Gattungen *Xyloterus* und *Xyleborus*. Beide Gattungen haben einen kurzen Mitteldarm, meist nur 1 Paar Schlauchdrüsen an demselben, keine Divertikel, einen nur aus Bürsten aufgebauten Kaumagen und eine zartborstige Bewaffnung der Kaulade des Unterkiefers. Alles Merkmale, die Anpassungen an ihre Ernährungsart, an die vorwiegende Saft- und Pilznahrung darstellen. Und doch, wie fern stehen sich diese beiden Gattungen! Nicht einmal von einer ferneren Verwandtschaft kann die Rede sein. Die männlichen und weiblichen Genitalorgane, die Tergite und Sternite, insbesondere die an den letzten beiden Segmenten, die Fühler und Beine, die Unterlippe, die Flügeldecken, die Geschlechtsunterschiede, die Fortpflanzungsbiologie, die Art der Brutgänge, das Verhalten der Eiablage und die Lebensweise der Larven zeigen geradezu extreme Unterschiede und ausgesprochene Divergenzen. Mit Recht hat daher der scharfsichtigste Systematiker der Borkenkäfer, Eichhoff, beide Gattungen zu Vertretern besonderer Unterfamilien erhoben. Eichhoff hat diese Trennung vorgenommen, obgleich ihm die anatomischen Unterschiede der Genitalorgane noch völlig unbekannt gewesen waren, gewiss ein sprechendes Zeugnis für das systematische Taktgefühl dieses Autors. Wieviel mehr müssen wir uns heute bewogen fühlen, die Unterschiede der beiden Gattungen anzuerkennen, nachdem wir eingehende anatomische Kenntnisse erlangt haben. Diese setzen uns in Stand, nicht nur die sehr erhebliche Divergenz zwischen *Xyleborus* und *Xyloterus* zu erkennen, sondern auch festzustellen, dass *Xyleborus* unter allen Borkenkäfern allein einen Anschluss bei *Dryocoetes* findet. Insbesondere die männlichen Genitalien, die strahlenförmige Gestalt der sogen. Mantelhöhle und des Chitinbeckers, die bügelförmige Anheftung des Aufsatzes am vorderen Penisende, die kurzen plumpen Penisfüßchen, die deutlich verhüllte und schief abgestutzte Fühlerkeule, das stark chitinisierte und freie ♀ 8. Tergit, die Sechszahl der Stigmen, die zur Rückbildung neigende ♀ Buisa lassen die Gattungen der Xyleborinen und Dryocoetinen als die einzig verwandten Formen erscheinen. Wenn wir *Dryocoetinae* und *Xyleborinae* trotzdem als Unterfamilien auseinander gehalten haben, so ist diese Trennung wegen der gewaltigen Unterschiede des Darmtraktes, des Kaumagens und z. T. auch der ♀ Genitalien und ebenso der Lebensweise wegen geschehen. Die Verwandtschaft und die gemeinsame Abstammung beider Unterfamilien bleibt jedoch trotzdem bestehen, und es liesse sich in Diskussion ziehen, ob beide Gruppen in einer Unterfamilie vereinigt und nur als Triben geschieden werden könnten. Beide Gruppen haben unter den Borkenkäfern nähere Beziehungen nur noch zu den *Thamnurginae* und *Ipinac*, und alle 4 Gruppen verdienen zu einer Sammelgruppe als *Tomicina* vereinigt zu werden, denn sie vertreten den richtigen durchschnittlichen Typ eines *Tomicus* in früheren Sinne, zu welchem nur noch die Pityophthorinen in mancher Hinsicht zugelassen werden könnten.

Ausser dem erheblichen Unterschied in der Lebensweise, ob Holz- oder Rindenbrüter, der, wie wir gesehen haben, im System der Borkenkäfer dadurch zum Ausdruck gelangt ist, dass zwei unter sich nicht näher verwandte Unterfamilien, die *Xyloterinae* und *Xyleborinae* nach dem Prinzip der Convergenz in der Anpassung an die concentrierte Saft- und Pilznahrung einen ähnlichen Bau am Darm, insbesondere am

Kaumagen und Mitteldarm, sowie ähnliche Merkmale am Unterkiefer erworben haben, lassen sich bei dem einheimischen Borkenkäfer keine besonderen Anpassungen an Unterschiede in der Lebensweise nachweisen. Die *Thamnurgus*-Arten, die von allen anderen Borkenkäfern durch den Aufenthalt an Strauch- und Krautpflanzen abweichen, haben keine besonderen Veränderungen in ihrer morphologischen Organisation aufzuweisen und schliessen sich nahe an *Xylocleptes* und *Lymantor* an. Unterschiede in der Lebensweise, wie Polyphagie oder Monophagie, Ernährung an Laub- oder Nadelholz treten innerhalb einer und derselben Gattung wechselnd auf, wie bei *Xyloterus*, *Xyleborus*, *Polygraphus*, *Carphoborus*, *Dryocoetes*. Allerdings giebt es auch ebenso reine Laubholzgattungen, wie *Hylesinus*, *Pteleobius*, *Ernoporus*, *Trypophloeus*, wie andererseits reine Nadelholzgattungen, wie *Cryphalus*, *Pityophthorus*, *Ips*, *Pityogenes*, *Myelophilus* u. a.

Ebenso wechseln Mono- und Polygamie innerhalb einer Gattung, wie bei *Ips*. Jedoch sind Wechsel in letzterer Hinsicht Ausnahmen. Die Regel ist, dass die Gattungen entweder streng monogam sind, wie solches für die meisten Gattungen gilt, während Polygamie nur bei wenigen Gattungen auftritt (*Polygraphus*, *Carphoborus*, *Pityophthorus*, *Pityogenes*). Ja, die Monophagie ist für grössere Gruppen ausschliessliches Gesetz (*Eccoptogasterinae*, *Hylesininae* und andere Unterfamilien). Eine Beachtung dieser letzteren Regel hätte die Systematiker davon abhalten müssen, Gattungen wie *Polygraphus* oder *Carphoborus* den *Hylesininae* anzureihen.

Noch weniger sind biologische Charaktere, wie Kurz- oder Langlebigkeit der Altkäfer, geschlechtliche Latenz der Jungkäfer, Zahl der Generationen innerhalb der Saison an systematische Grenzen gebunden, indem diese biologischen Charaktere von Art zu Art innerhalb einer Gattung wechselnd auftreten können, wobei allerdings die genannten biologischen Eigentümlichkeiten innerhalb grösserer systematischer Gruppen vorherrschen können.

15. Zusammenfassung und Rückblick auf das Bisherige.
Schluss der allgemeinen Kritik der diagnostischen Merkmale.

Nachdem wir in langer Reihe und meist bis zu den Gattungen herab eingehend äussere und innere Merkmale, morphologische und physiologische Kennzeichen der einheimischen Borkenkäfer einer Kritik im Interesse und im Sinne ihrer Verwertung zur Konstruktion eines systematischen Aufbaus und zwecks Aufschlusses der natürlichen (genealogischen) Verwandtschaften unterworfen und zumeist in der Form analytischer Tabellen zusammengestellt haben, bedürfen wir nun zum Schlusse unserer Ausführungen und zur Einleitung der nachfolgenden Nutzenwendungen zu einem neuen Systemaufbau einiger vergleichender Abwägungen, um insbesondere den Wert der einzelnen Merkmale einer Prüfung zu unterziehen. Im Einzelnen haben wir uns schon des öfteren erlaubt, in diesem Sinne Kritik zu üben, wo die Autoren Merkmale unter- oder überschätzt, oder nicht konsequent genug angewendet haben, und dadurch zu unrichtigen Schlussfolgerungen gelangt sind. Wir werden im nächstfolgenden Kapitel eine solche Kritik noch eingehender zu üben haben, wenn wir von den bisherigen Versuchen der Autoren, ein System der Borkenkäfer aufzubauen, zu handeln haben. An dieser Stelle wollen wir zunächst die aus der eingehenden Betrachtung der Merkmale gewonnenen Erkenntnisse gleichsam für sich

sprechen lassen, und werden auf diesem Wege zu allgemeinen Erfahrungen gelangen. Weitaus die wichtigste dieser Erfahrungen und eine direkt grundlegende Tatsache erblicken wir darin, dass alle bisherigen Autoren auf dem Gebiete der Borkenkäfersystematik viel zu wenig Merkmale zur Erforschung eines natürlichen Systems gleichsam in den Dienst gestellt haben. Diese Erfahrung beschränkt sich allerdings nicht auf die Borkenkäfer allein, sie gilt auch für andere Tiergruppen, auch z. B. für die Mollusken, aber ganz besonders für die Insekten. Die fast durchgehende Vernachlässigung von Merkmalen der inneren Organisation, die einseitige Beschränkung auf äusserliche Kennzeichen, die der Beobachtung mit dem einfachen Hilfsmittel der Lupe zugänglich sind, zum mindesten die Bevorzugung solcher Merkmale, ist ein bisheriger Mangel gewesen, der von manchen Autoren sogar als ein Vorzug angesehen worden ist. Fast sieht es so aus, als sollte die Entomologie ein privilegiertes Spezialgebiet für ein Publikum von Halb-laien sein und bleiben, für welches das schwierige Rüstzeug der mikroskopischen Forschung und der anatomischen Zergliederung möglichst ferngehalten werden müsse. Darf es uns da Wunder nehmen, wenn das letzte und höchste Ziel jeder systematischen Forschung, die Erschliessung der Genealogie, das heisst die Ergründung eines natürlichen auf der Basis der Verwandtschaftslehre beruhenden Systems nicht erreicht werden konnte. In der Tat ist jedes Borkenkäfersystem bis heute ein solches gewesen, in dem die wichtigste Grundlage einer natürlichen Systematik, die Gleichwertigkeit gleicher Kategorien ganz unberücksichtigt geblieben ist. Wir werden im folgenden Abschnitt im einzelnen die Irrtümer und Verstösse in Bezug auf dieses Grundgesetz kennen lernen, und dort auch sehen, wie alle Verbesserungen, die einzelne hervorragende Autoren schon vor langer Zeit vorgenommen hatten, von neueren und neuesten Autoren wieder rückgängig gemacht worden sind. Gegen solche Rückschritte auf dem Gebiete der Borkenkäfersystematik muss Protest eingelegt werden, und sie können für die Zukunft nur verhindert werden durch eine unabweisbare wissenschaftliche Begründung, der sich kein Autor mehr entziehen kann.

Unabweisbar ergibt sich aus unseren einleitenden Abschnitten, dass die einzelnen Borkenkäfergattungen mit Ausnahme der 14 Hylesinen-gattungen fast sämtlich in Bezug auf ihre inneren Organe derartig heterogen sind, dass sie höhere Kategorien des Systems, nicht bloss Gattungen repräsentieren. Ihre Verwandtschaft unter sich ist eine so ferne, dass wir sie entweder als Unterfamilien oder zum mindesten als Triben trennen müssen. Diese Tatsache folgt insbesondere aus den Befunden inbezug auf die ♀♀ und ♂♂ Genitalien, inbezug auf den Mitteldarm, den Kaumagen, die Flügel, die Stigmen, zum Teil aber auch inbezug auf die Bildung der Fühler, auf welche man ehemals viel zu wenig Gewicht gelegt hatte, während in anderen Käferfamilien die Beschaffenheit der Fühler weit höher gewertet worden war. In dieser Beziehung hätten die früheren Autoren auch ohne Kenntnis der inneren Organisation lediglich auf Grund der teilweise sehr verschiedenen Fühler, Tarsen, Flügel, Decken und anderer Charaktere einzelne höhere Kategorien unterscheiden müssen. Wie verschieden sind allein die Fühler von *Ernoporus*, *Cryphalus* und *Trypophloeus*, welche man zu einer Gattung als Untergattungen vereinigt hatte, und welche Unter-

schiede zeigen unter sich *Crypturgus*, *Polygraphus*, *Xyloterus*, *Pityophthorus*, *Ips* und andere, die man einfach als Gattungen der Tomicinen unterschieden hatte. Wie gleichartig ist dagegen die Fühlerbildung der Blattkäfer, der Bockkäfer, der Elateriden und anderen Käferfamilien!

Erst die inneren Organsysteme: ♀♀ und ♂♂ Genitalorgane, Darmtrakt, insbesondere Mitteldarm und Kaumagen zeigen evident, dass einerseits die 14 Gattungen, die wir als Hylesininen zusammenfassen, aufs engste verwandt sind und sich mühelos Gruppe an Gruppe, Tribus an Tribus anreihen lassen, während andere Borkenkäfergattungen, wie *Crypturgus*, *Carphoborus*, *Trypophloeus*, *Hypoborus*, *Ernoporus*, *Cryphalus*, *Xyloterus*, *Polygraphus*, *Pityophthorus* und die Gattungen der 4 engeren Tomicinen-Gruppen unter sich völlig heterogen erscheinen, ohne jegliche nähere Verwandtschaft zu einander, eine jede mit einer reichen Fülle ganz neuer Organisationseigentümlichkeiten, so dass wir mit Befremden den bisherigen Versuchen gegenüberreten müssen, wonach die meisten dieser heterogenen Formen als sogenannte Tomicinen oder „Ipinen“ vereinigt wurden, befremdet unsomehr, als schon die Fühlerformen allein und auch andere mehr oder weniger äusserliche Kennzeichen eine Trennung, und nicht eine Vereinigung gefordert hätten, wie solches ja von den besten Kennern der Borkenkäfer bald mehr bald weniger deutlich verlangt worden war.

Fragen wir uns nun, welche Organe und welche Merkmale am deutlichsten die Verwandtschaftsgrade zum Ausdruck zu bringen vermögen, so kann kein Zweifel darüber bestehen, dass die inneren Organsysteme, vor allem die Genitalorgane und der Darmtraktus die verwandtschaftlichen Beziehungen zum Ausdruck gelangen lassen. Sehen wir uns auf diese Organsysteme hin die 14 Hylesinengattungen näher an, so giebt es eben nur einen Grundtyp der ♀♀ Genitalorgane, bei dem gleichzeitig die Kittdrüsen und die Bursa so gewaltig gross entwickelt sind, nur einen Kaumagentyp mit dem unpaaren Ansatz von Zähnenreihen, die allmählig in die Bezahnung des vorderen Sackes übergehen, an den ♂♂ Genitalien nur eine Combination von kleinem meist zahnrandigen Becher mit grossem ringsumfassenden Mantelraum, mit wohlentwickelten Schleimdrüsen, langen gleichbreiten, paarigen und unpaaren Teilen des ductus ejaculatorius. Und ebenso haben ausser *Eccoptogaster* fast nur die Hylesininen das zweilappige dritte Tarsalglied, das immer zweiteilig, wenn auch nicht immer herzförmig entwickelt ist. Auch die Fühler tragen trotz vielfacher Differenzierung in Bezug auf die Geisselgliederzahl das ursprüngliche Verhalten der deutlich gegliederten oder geringelten Keule und ebenso schliesst sich die ganze Gruppe durch eine ursprüngliche und gemeinsame Form der Unterflügel ebenso unter sich zusammen, wie sie sich mehr als andere Borkenkäfergattungen an andere Gruppen der Rhynchophoren anreicht.

Ganz besonders aber lassen sich die Hylesininen unter sich gruppenweise in Triben aufbauen, wobei wir ursprünglichere archaische Gruppen und abgeleitete Gruppen von Stufe zu Stufe unterscheiden können und doch immer das gemeinschaftliche Band, welches die Genealogie der ganzen Unterfamilie umschliesst, erkennen und nachweisen können, falls wir es vermeiden, heterogene Gattungen in den Kreis der echten Hylesininen aufzunehmen. Wir verweisen in dieser Beziehung auf unseren Versuch einer Genealogie der Hylesininen (s. Naturw. Zeitschrift für

Forst- und Landwirtschaft, Jahrgang 1912, Heft 4/5). Dieser Versuch belehrt uns aufs deutlichste, welche Merkmale geeignet sind, grössere Kategorien als solche zu charakterisieren, welche Merkmale andererseits dazu dienen, innerhalb der grösseren Kategorien (Unterfamilien) die kleineren Kategorien, die Triben und Gattungen zu kennzeichnen. In letzterer Hinsicht ersehen wir deutlich, dass die Zahl der Glieder der Fühlergeissel, die spezielle Form und Gliederung der Fühlerkeule, die Formen der Mundteile, die Gestalt und Skulptur der Flügeldecken, die Zahl der Stigmen, die Gestaltung der Abdomensegmente Merkmale für die engere Gruppierung zu Triben abgeben, ausserdem noch einzelne Bestandteile des weiblichen und männlichen Genitalapparates, vor allem auch der Penis, welcher letzterer vorzugsweise geeignet ist, kleinere systematische Gruppen zu charakterisieren, wie er andererseits für grosse Gruppen völlig versagen kann, aber keineswegs versagen muss. Wir haben schon in dem 11. Abschnitt über das Chitinskelett des Penis kennen gelernt, wie gefährlich und verhängnisvoll die Ueberschätzung gewisser Penischaraktere für die Systematik der Borkenkäfer demjenigen Forscher, Lindemann, geworden sind, der als erster geglaubt hatte, ein ins einzelne gehendes System der Borkenkäfer auf Merkmale des Penis-skeletts aufbauen zu können. Es wäre jedoch ungerecht, wollte man den Penismerkmalen jede Bedeutung für die grösseren Kategorien des Systems absprechen. Der Gesamtbau des Penis der Eccoptogasterinen, der Platypodiden und der Ernoporinen zeigt solche Kontraste, dass sie Familien- bzw. Unterfamiliendivergenzen zum Ausdruck bringen. Hier sind es die Hauptteile des Penis: Körper mit Füsschen und die Parameren (Gabel), welche ganz eigenartige Typen aufweisen. Es ist aber charakteristisch, dass solche Divergenzen im Penisbau durchaus nicht immer auftreten, wo es sich um Familienunterschiede handelt und innerhalb verschiedener Familien der Rhyngophorengruppe können wir einen gleichartigen Penistyp antreffen, wie z. B. bei den Curculioniden und den Hylesininen, speziell bei den *Pissodinae* und den *Hylastides* unter den Hylesininen. Hier lässt uns der Penis bei der Suche nach grosszügigen Differentialcharakteren im Stich, während innerhalb der ganzen Unterfamilie der Hylesininae der Penisbau vielfach weit verschiedener ist, als der Bau vieler inneren und äusseren Organe dieser Unterfamilie. Ebenso kann der Penisbau bei anderen Unterfamilien, z. B. bei den Xyloterinen, Polygraphinen sich an einzelne Triben der Hylesininen enger anschliessen, als der Triben der Hylesininen teilweise unter sich. Darin liegt die Unzuverlässigkeit des Merkmals des Penisbaus im Sinne der Aufschliessung der Verwandtschaftsverhältnisse der Borkenkäfergruppen. Im letzteren Sinne leisten andere Organsysteme wie der Kaumagen, die weiblichen und männlichen Genitalorgane, die Unterflügel und die Fühler, weit bessere und sicherere Dienste, wie wir in den speziellen Abschnitten schon erfahren haben und später noch weiter erfahren werden. (Schluss folgt.)

Die Bedeutung des vorderen Punktauges bei Aeschna juncea L. und Aeschna cyanea Müll.

Von Prof. Dr. Tümpel.

Ueber die Funktion der Punktaugen bei den Insekten ist man im allgemeinen noch ziemlich im Unklaren. Die Versuche, welche so an-